Rev. Acad. Canar. Cienc., Vol. XXV, 141-162 (diciembre de 2013)

BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS GÉNEROS ENDÉMICOS DE MOLUSCOS TERRESTRES DE CUBA. DETERMINACIÓN Y RELACIONES ENTRE SISTEMAS BIOGEOGRÁFICOS

J. L. Fontenla[1], J. Espinosa[2], D. Maceira[3] & M. Hernández[1]

[1] Instituto de Ecología y Sistemática Carretera Varona, km 3'5
Capdevila, Boyeros, La Habana, Cuba

[2] Instituto De Oceanología, Avda. 1ª nº 18406, E. 184 Y 186, Playa
La Habana, Cuba

[3] Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad
Santiago de Cuba, Cuba

ABSTRACT

There were determined the following biogeographical systems in Cuban endemic genera of land snails: Guaniguanico. Habana-Matanzas, Centro-Occidental, Centro-Oriental, Cauto, Sierra Maestra, Nipe-Cristal, and Moa-Maisí. Mostly of these systems are in limestone rich terrenes. Taxa co-occurrence is lower than expected by chance, as a consequence of intense local speciation. SHE analysis shows a sharp change among occidental systems and the central-eastern one. There is another sharp transition between Moa-Maisí ant the rest of the eastern systems. Global beta-diversity among systems is high, 73% for genera and 86% for species. Contribution of beta diversity to gamma diversity is 72.5% for genera and 86.4% for species. Spatial patterns of biotic components suggest the effects of ancestral fragmentations and expansion-contractions events. Habana-Matanzas and both of the central systems represent biogeographic nodes, or limits in taxa distribution between western and central regions, for one part, and to the other between central and eastern regions, respectively.

Key words: Land snails, endemism, Cuba, co-occurrence, beta diversity, panbiogeography.

RESUMEN

Se delimitan y caracterizan los siguientes ocho sistemas biogeográficos, basados en la distribución de las especies de géneros endémicos de Cuba: Guaniguanico. Habana-Matanzas, Centro-Occidental, Centro-Oriental, Cauto, Sierra Maestra, Nipe-Cristal y Moa-Maisí. Los sistemas con mayor riqueza en géneros y especies fueron Guaniguanico, Habana-Matanzas, Centro-Occidental y Moa-Maisí. La mayoría de estos sistemas se encuentran en áreas ricas en formaciones cársticas. La co-ocurrencia de los taxones es menor que la esperada por azar, debido, en lo fundamental, a los procesos de especiación local. El análisis SHE muestra un cambio brusco entre los sistemas occidentales y el centro-occidental en relación con las otras

áreas. Por su parte, existe otro cambio entre Moa-Maisí y el resto de los sistemas orientales. El reemplazo o complementariedad diversidad beta global entre sistemas es muy elevado, de 73% para los géneros y 86% para las especies. La contribución de la diversidad beta a la diversidad gamma en los géneros es 72.5%, mientras que el de las especies es 86.4%. El patrón espacial de componentes bióticos sugiere su relación con fragmentaciones y eventos de expansión-contracción ancestrales. Los sistemas Habana-Matanzas y ambos sistemas centrales constituyen nodos biogeográficos, o límites en la distribución de taxones entre occidente y centro, y centro con oriente, respectivamente.

Palabras claves: Moluscos terrestres, endemismo, Cuba, co-ocurrencia, diversidad beta, panbiogeografía.

1. INTRODUCCIÓN

Los moluscos terrestres, debido a la microlocalización y requerimientos ecológicos estrictos de muchas de sus especies, resultan ideales para evaluaciones sobre biodiversidad y estudios acerca de la historia de las comunidades de organismos en el espacio y el tiempo. De manera particular, el archipiélago cubano es el territorio insular más rico en moluscos terrestres, con 159 géneros, 52,0% de los cuales son endémicos del archipiélago, y alrededor de 1.390 especies, con 96,0% de las mismas endémicas del territorio (ESPINOSA & ORTEA [7] y [8]). No obstante, el valioso potencial del grupo para estudios sobre biogeografía histórica no ha sido explotado.

LLORENTE, PAVAVERO & BUENO [24] enfatizaron que la biodiversidad, la bioconservación y la biogeografía constituyen una triada íntimamente unida. Por su parte, VERMEIJ [38], distinguió diferentes patrones de biodiversidad. Uno de ellos tiene que ver con fenómenos biogeográficos, como es la tendencia al incremento de la biodiversidad en regiones donde las oportunidades para el aislamiento genético o geográfico son mayores. Es decir, donde existen barreras con una dinámica de cambios en posición y permeabilidad. Estas barreras suelen manifestarse en regiones tectónicamente activas o con topografías complejas. De manera particular, la historia espacial de Cuba se caracteriza por este dinamismo espacial, según se infiere de ITURRALDE-VINENT [21].

De acuerdo con VERMEIJ [38], "*la diversidad caracteriza todos los sistemas complejos... La diversidad es un fenómeno rico en patrones y complejo en sus causas y consecuencias*". La fenomenología típica de los sistemas complejos son los procesos y patrones en retículos y nodos de conectividad (CAPRA [3] y [4]), todo lo cual resulta inherente de la diversidad biológica (HALFFTER [16] y [17]).

Con anterioridad, CRAW, GREHAN & HEADS [5], en alusión al método panbiogeográfico, abogaron por una perspectiva donde los criterios para la conservación de la biodiversidad no se encuentren centrados en taxones o paisajes particulares, sino en "*preservar la estructura biogeográfica, por ejemplo, en retículos de nodos*". Por su parte, HEADS [19] en contraposición a la clasificación de las áreas de endemismo en sistemas jerárquicos, subrayó la importancia de distinguir trazos y nodos. Estas perspectivas resultan coherentes con la distinción de la fenomenología biogeográfica o ecológica como sistemas complejos.

El objetivo del presente estudio es determinar los patrones biogeográficos generales de los géneros endémicos de moluscos terrestres cubanos. LUNA [25] destacó que el análisis de interrelación entre taxones endémicos permite obtener áreas naturales que representan patrones de evolución conjunta de forma y espacio. De manera particular, el objetivo general de la

presente contribución consiste en la delimitación de los sistemas biogeográficos de los taxones mencionados, así como determinar los indicadores de diversidad y patrones de conectividad entre dichos sistemas.

MORRONE [30] definió un sistema biogeográfico como un conjunto de hipótesis sobre la delimitación de componentes bióticos y sus interrelaciones históricas. Ello permite dividirlo en subsistemas más exclusivos, como áreas de endemismo específico o trazos generalizados menores. Sin embargo, esta última consideración no se tendrá en cuenta en el presente estudio, cuyos objetivos son de orden más general. Un sistema biogeográfico es también un área de endemismo, pero en un sentido más laxo, ya que una parte de sus géneros y especies pueden encontrarse fuera de sus límites geográficos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Composición taxonómica y delimitación de sistemas biogeográficos.

La composición de géneros endémicos de Cuba y su distribución geográfica fueron tomadas de ESPINOSA & ORTEA [7], [8] y [9]. El consenso general para determinar sistemas biogeográficos consistió en la distribución, congruente y restringida de, al menos, tres géneros, delimitados por accidentes geográficos distinguibles. Este proceder es equivalente a la delimitación de áreas de endemismos basada en LINDER [23], VILORIA [39], MORRONE [29], y SIGRIST & CARLVAHO [37], según la siguiente combinación de criterios:

1.- Distribución exclusiva de al menos tres géneros en un conjunto de localidades. Es decir, la determinación de trazos generalizados menores. Estos se identifican por el número mínimo de localidades compartidas entre dos o más taxones dentro de un componente biótico de mayor inclusividad o extensión territorial.

2.- Las áreas de los sistemas deben ser discretas, mutuamente excluyentes y delimitadas por accidentes geográficos reconocibles, en cuyos espacios adyacentes se distribuyen grupos de taxones exclusivos de dichos territorios, consistentes en sistemas biogeográficos diferentes.

Estos criterios se corresponden con la propuesta de DEO & DE SALLE [6] y NIHEI [32], acerca de reconocer las áreas de endemismo —o sistemas biogeográficos— como una consecuencia de procesos geológicos y biológicos congruentes en espacio y tiempo.

Diversidad y estructura taxonómica

La amplitud de la distribución de los géneros en los sistemas biogeográfcos se precisó mediante el índice $I_A = \sum S_A / N_A . N_S$ X 100 (FONTENLA [11]), donde S_A es la sumatoria del producto del número de taxones en un sitio o área que se distribuyen en sólo 1 area, 2 áreas….n áreas. N_A es el número total de áreas consideradas y N_S es el número total de táxones en un área. Si todas las especies de un área se distribuyen en todas las áreas bajo consideración, el valor del coeficiente es 100%. Este índice es una modificación del índice de cosmopolitismo de RAPOPORT & MONJEAU [34].

El predominio taxonómico (contrapuesto a la heterogeneidad taxonómica) se estimó mediante el índice de Berger-Parker. La diferencia estadística entre sistemas (5 %) se realizó

mediante 10.000 re-muestreos aleatorizados, mediante el programa Species Diversity and Richness. Versión 2.2. HENDERSON & SEABY, 1999. y PAST ver. 2.17. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

Para estimar la riqueza esperada de géneros se utilizaron los índices Chao 2, Jacknife de primer y segundo orden, y Bootstrap. Estos estimadores predicen el posible número de taxones presentes, aunque no detectados, en las muestras. Los tres primeros estimadores enfatizan la presencia de especies que se encuentran en tan solo una o dos muestras. El análisis Boostrap estima, de manera iterativa, la riqueza de especies a partir de la proporción de muestras donde se encuentra cada una (MORENO [27] y MAGURRAN [26]). Todos los estimadores fueron recalculados mediante 1000 remuestreos aleatorios con reemplazo iterativo bootstapping. El uso combinado de estos índices es recomendado por GONZÁLEZ, DE LA FUENTE, HERNÁNDEZ, BUZO & BONACHE [14]. El programa utilizado fue PAST ver. 2.17. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

La similitud en la diversificación taxonómica de las áreas de endemismo se determinó mediante una modificación del coeficiente de similitud de Jaccard: $I_j = U / 2(SA + SB) + (GA + GB) - U$ (%), donde $U = C_s + C_g$. C_s es la suma de las especies en los géneros comunes de las áreas A y B. C_g es el número de géneros comunes. SA y SB representan el número de especies en A y B. GA y GB representan el número de géneros de A y B. El índice fluctúa entre 0,0%-100%.

La diversidad beta representa una medida del reemplazo o complementariedad de la composición taxonómica entre sitios. Para estimarla, se utilizó el coeficiente de complementariedad de Colwell y Coddington, recomendado por MORENO [27]. $IC = (A + B - 2j) / (A + B - j)$. A= número de especies del área A, B *idem* en el área B, j: especies compartidas entre ambas áreas. Cuando dos sitios comparten todas las especies la complementariedad es nula. Cuando la composición de taxones entre dos sitios es completamente distinta, la complementariedad o diversidad beta es máxima (100%). La contribución de la diversidad beta a la diversidad gamma se estimó mediante la diferencia entre esta última y la diversidad alfa promedio entre sitios, según la propuesta de HALFFTER & MORENO [18].

Para determinar los cambios de estructura taxonómica entre sistemas, se utilizó el análisis SHE, el cual descompone los elementos de diversidad, riqueza en especies y equitatividad del índice de diversidad de Shannon. Este procedimiento permite realizar interpretaciones sobre cambios de diversidad a través de un ambiente heterogéneo. Un cambio en la pendiente indica un cambio estadístico en la estructura de la comunidad o en la composición de especies. Estos "rompimientos" en las curvas señalan discontinuidades ambientales o límites entre biozonas. (MAGURRAN [26]). El programa utilizado fue Past. 2.16.

Medidas de asociación y co-ocurrencia

La asociación u ordenamiento espacial entre sistemas, se determinó mediante DCA (Detrended Correspondence Analisis) con el programa Past 2.17. La co-ocurrencia de pares de taxones entre sistemas biogeográficos se analizaron mediante las opciones C-Score y el V-ratio o Radio-varianza del paquete "Co-ocurrence", del programa EcoSim. El C-score identifica el número de "unidades de mosaico" presentes en los datos, que son espacios donde no co-ocurren pares de géneros. El V-ratio representa la varianza en riqueza de especies a través de sitios. Ofrece una medida de la probabilidad de ocupación de taxones entre sitios. EcoSim versión 7.0 EcoSim: Null models software for ecology. Acquired Intelligence Inc. &Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. http://garyentsminger.com/ecosim/

Los valores esperados emergen del promedio observado en 5000 matrices simuladas. El valor del índice C-score es inversamente proporcional a la co-ocurrencia de los taxones. Valores elevados del índice C-score de los valores observados originales, implican co-ocurrencia baja. El algoritmo empleado en el índice C-score fue el de "sequential-swap", con valores de sumas fijos para filas y columnas. Para la determinación del V-ratio se utilizó la opción de suma fija para las filas y "equiprobable" para las columnas, según lo requiere dicho coeficiente (GOTELLI & ULRICH [13]). Valores de V-ratio por encima de 1, indican que la distribución de especies entre sitios no es equiprobable.

Panbiogeografía

Los métodos y discusiones conceptuales básicas del método panbiogeográfico se encuentran referidas en LLORENTE, PAPAVERO & BUENO [24], MORRONE [28], HEADS [19] y FONTENLA & LÓPEZ [11]. El objetivo básico del procedimiento consiste en determinar trazos individuales, trazos generalizados y precisar nodos. Un trazo es la línea que une, mediante distancia mínima, las localidades o coordenadas de distribución de un taxón. Los trazos individuales congruentes, superpuestos o anidados, constituyen trazos generalizados. Estos trazos o pistas se interpretan como el espacio donde ha evolucionado un taxón o un conjunto de taxones. El método asume que la determinación de trazos y nodos permite reconstruir la distribución ancestral de un taxón o conjunto de los mismos (MORRONE [30]).

Un trazo generalizado es también equivalente al término *componente biótico* (MORRONE [29] y [30]). Cada taxón sólo puede pertenecer a un componente biótico único, al tener una evolución espacio-temporal única. El criterio para determinar un componente biótico generalizado fue la distribución congruente y exclusiva de, al menos, tres géneros.

Los nodos son áreas donde se interceptan en sus extremos dos o más trazos generalizados. En el criterio de HEADS [10], los nodos constituyen "un lugar de diferencias" o compuestos geológicos-biogeográficos. Los nodos representan áreas relacionadas con la actividad tectónica local, metamorfismo regional e influencia de cambios en los niveles del mar. Su diversidad biológica puede estar caracterizada por endemismo y riqueza taxonómica elevados, divergencias y convergencias morfológicas, límites de distribuciones, disyunciones o ausencias anómalas. MORRONE [30] interpreta los nodos biogeográficos como límites biogeográficos dinámicos de contacto entre fragmentos de diferentes biotas ancestrales.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En Cuba, la subclase Prosobranchia incluye 29 géneros endémicos con 276 especies (9,5 especies/géneros), mientras la subclase Pulmonata comprende 48 géneros endémicos con 453 especies (9,4 especies/géneros), para un total de 729 especies pertenecientes a géneros endémicos. Estas cifras representan un 59,2% del total de géneros con especies endémicas y 54,5% del total de especies endémicas (1337). De manera estricta, en el territorio de Cuba (incluido los cayos del norte) existen 1318 especies endémicas (se excluyen 19 especies, endémicas de la Isla de Pinos). Por consiguiente, las 729 especies mencionadas abarcan 55,3% del endemismo específico total de Cuba. Esta representación permitirá inferir los patrones generales del endemismo de los moluscos terrestres cubanos, lo cual deberá ser completado considerando las especies endémicas de todos los géneros presentes en el archipiélago.

La relación especies/géneros es semejante en ambas subclases; no obstante la diferencia en el aporte de especies de cada una de ellas. De igual modo, la distribución de especies por géneros no difiere de manera significativa entre prosobranquios y pulmonados (U= 674,50; p= 0, 82). La conclusión obvia es que la intensidad de los procesos de especiación ha resultado equivalente en los dos grupos, con independencia de sus historias espacio-temporales respectivas.

Sobre la base de la presencia local de endemismo genérico y/o específico, así como de una combinación exclusiva de géneros en un territorio determinado, se delimitaron ocho sistemas biogeográficos. La división biogeográfica en regiones es equivalente con la clasificación de Cuba en *macroregiones* geomorfológicas (ACEVEDO [1]).

Región occidental (34 géneros locales). Sistemas biogeográficos: 1. Guaniguanico (Sierra de los Órganos, Pan de Guajaibón y Sierra del Rosario), caracterizada por 22 géneros endémicos locales y 211 especies exclusivas de estos géneros. 2. Habana-Matanzas (sistemas de terrazas y alturas de las provincias de Artemisa, Mayabeque, la Habana y Matanzas), caracterizada por tres géneros locales y 137 especies exclusivas.

Región Central (10 géneros locales). Sistemas biogeográficos: 1. Centro-Occidental, (alturas del Noroeste, alturas del Nordeste, Agabama y Guamuhaya), caracterizado por 4 géneros y 146 especies locales. 2. Centro-Oriental (Sierra de Cubitas, Sierra de Najasa-Chorrillo y Peniplano Camaguey-Maniabón), caracterizado por dos géneros y 61 especies locales.

Región Oriental (15 géneros locales). Sistemas biogeográficos: 1. Cauto (llanura de Cauto-Guacanayabo, terrazas marinas de Cabo-Cruz y pequeñas alturas premontanas al norte de la Sierra Maestra), caracterizado por 4 especies locales. 2. Sierra Maestra (sistema de alturas de la Sierra Maestra, Sierra del Cobre, Sierra de Boniato y Sierra de la Gran Piedra), caracterizada por 9 especies locales. 3. Nipe-Cristal (Sierra de Nipe y Sierra de Cristal, entre la Bahía de Nipe y el río Sagua de Tánamo), caracterizada por 29 especies locales. 4. Moa-Maisí (alturas entre el margen oriental del río Sagua de Tánamo hasta las terrazas costeras de Maisí, la meseta del Guaso y Sierra de la Canasta), caracterizada por 6 géneros y 60 especies locales (Fig. 1).

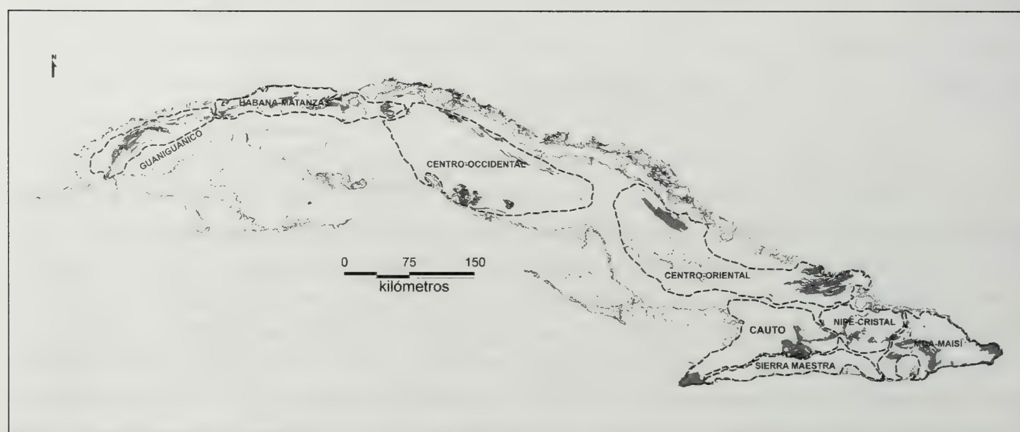


Figura 1.- Sistemas biogeográficos de los moluscos endémicos de Cuba. Las areas sombreadas indican concentración elevada de formaciones cársticas.

La distribución de géneros y el número de especies por sistema en el Apéndice 1.

La proporción de prosobranquios y pulmonados entre los diferentes sistemas no difiere de manera significativa (U= 34,00; p= 0,88). La mayoría de estos sistemas biogeográficos se distinguen por la especiación intensa (≥ 10 especies) de uno o varios géneros, con independencia de su distribución geográfica general. Guaniguanico se caracteriza por la intensa especiación de *Liocallonia*, *Chondrothyra*, *Condropometes*, *Turrythyra*, *Organocoptis* y *Farcimen*. En el sistema Habana-Matanzas, los géneros más especiosos resultan *Tetrentodon*, *Rhytidopoma*, *Gongylostoma* y *Pycnoptychia*. Los géneros distintivos del sistema Centro-Occidental son *Torrecoptis*, *Centralia*, *Farcimen* y *Heterocoptis*. El sistema Centro-Oriental se caracteriza por la especiación de *Aguayotudora*, *Torrecoptis* y *Heterocoptis*.

En la región oriental, *Annularisca* tipifica al sistema Moa-Maisí. Los restantes sistemas orientales carecen de géneros que igualen o sobrepasen las 10 especies. Sin embargo, se distinguen por combinaciones exclusivas. Por ejemplo, los sistemas Cauto-SMA comparten, de manera exclusiva, *Juannularia*, *Glyptemoda* y *Gutieterrezum*. Otras combinaciones distinguen al conjunto del sistema montañoso oriental en sentido global, o bien a subgrupos del mismo. En el primer caso, se encuentran *Idiostemma* y *Coryda*, mientras que *Carcinostemma* y *Pleurostemma* se distribuyen sólo por los macizos Nipe-Cristal y Moa-Maisí.

La riqueza mayor en géneros y especies (incluidos endémicos locales en ambas categorías taxonómicas) se concentra en los sistemas occidentales, los centrales y en Moa-Maisí (Tabla 1). Este patrón pudiera ser una consecuencia combinada de la mayor extensión de áreas con rocas calizas en esas regiones (NÚÑEZ, VIÑA & GRAÑA [33]) y de particularidades de sus respectivas historias espacio-temporales. La relación global entre la riqueza en géneros y la de especies es muy significativa (r_s= 0,95, p= 0,0011), así como la observada entre la riqueza total de especies y la de especies endémicas locales (r_s= 0,98, p= 0,0004).

Por otro lado, existe una correlación inversa muy significativa entre la riqueza total de especies y la proporción de especies compartidas entre sistemas (r_s= -0,97, p= 0.0004). Las relaciones anteriores son apreciables, sobre todo, en los sistemas occidentales y centrales. La proporción de especies compartidas de manera global en estos sistemas es 10,4%, mientras que en los sistemas orientales es 54,8%. Moa-Maisí es el sistema oriental que más se aleja de esta cifra (25,0%), pero también es el área con mayor riqueza en géneros y especies de la región, así como la que presenta mayor endemismo local en géneros y especies.

De lo anterior se infieren dos patrones generales de acumulación de especies. En las áreas occidentales y centrales, la diversidad taxonómica alfa se debe, en lo fundamental, a la especiación local. Por el contrario, en la región oriental el acumulado de taxones responde, básicamente, al reparto de especies. La excepción en esta región es el sistema Moa-Maisí.

Los sistemas cuyos géneros presentan una distribución más restringida son los occidentales, al no tender a distribuirse en más de dos sistemas. Los géneros de los sistemas orientales tienden a duplicar la distribución espacial de los occidentales; aunque, en su mayor parte, dentro de los límites de la propia región oriental (Apéndice 1). La amplitud geográfica de los géneros se comporta como una función inversa de la riqueza del endemismo local (r_s= -0,89, p: 0,05). Así, mientras mayor es la proporción de especies locales de un sistema biogeográfico, el conjunto de sus endémicos tiende a presentar conectividad espacial escasa con los sistemas restantes.

Los sistemas con más géneros y especies son Guaniguanico, Habana-Matanzas, Centro-Occidental y Moa-Maisí. Los sistemas con mayor predominio taxonómico (reparto de especies entre géneros menos equitativo) resultaron Habana-Matanzas, Moa-Maisí y Centro-Occidental, mientras que los sistemas más heterogéneos fueron Sierra Maestra, Nipe-

Cristal y Guaniguanico. La heterogeneidad de Habana-Matanzas resulta menor de manera significativa con todos los sistemas, excepto con Moa-Maisí.

De acuerdo con el resultado neto de los estimadores de riqueza (Tabla 2), la cifra global de géneros observados se encuentra entre 61,6 %-83,4 % de los valores esperados. Los valores re-muestreados ofrecen el siguiente intervalo esperado:78.9 %-108.9 %. En sentido general, estos valores teóricos resultan satisfactorios. Los resultados de esos estimadores resultan influidos por las diferencias entre "singles" (géneros presentes en sólo un sistema biogeográfico) y "doubletons" (géneros presentes en sólo dos sistemas). El radio single/doubletons es 1,8; así, los primeros casi duplican la cantidad de los segundos, lo cual se refleja en los valores de los estimadores. Por otra parte, la historia de la práctica malacológica en Cuba sugiere que la riqueza en géneros endémicos se encuentra ya "saturada", o muy próxima, al posible completamiento de la diversidad real de taxones genéricos.

En el análisis DCA de la distribución de los géneros, incluyendo el número de especies de los mismos en cada región (Fig. 2), se distinguen dos agrupaciones: 1. Sistemas orientales-Centro-Oriental. 2. Sistemas occidentales-Centro-Occidental. En la región oriental, Cauto-Sierra Maestra y Nipe-Cristal-Moa-Maisí se encuentran más asociados entre sí. Por otra parte, Guaniguanico-Habana-Matanzas se encuentran más asociadas con relación al sistema Centro-Occidental. Así, los sistemas centrales muestran, de manera independiente, mayor asociación con otros sistemas biogeográficos respecto de sí mismos.

La similitud en la diversificación taxonómica es muy congruente con estas últimas relaciones (Tabla 3). Las similitudes mayores se observan, respectivamente, entre Nipe-Cristal-Moa-Maisí, Cauto-Sierra Maestra y los sistemas centrales. Los sistemas centrales guardan, en sentido general, una estructura más afín con la de los sistemas orientales. Por otro lado, resalta

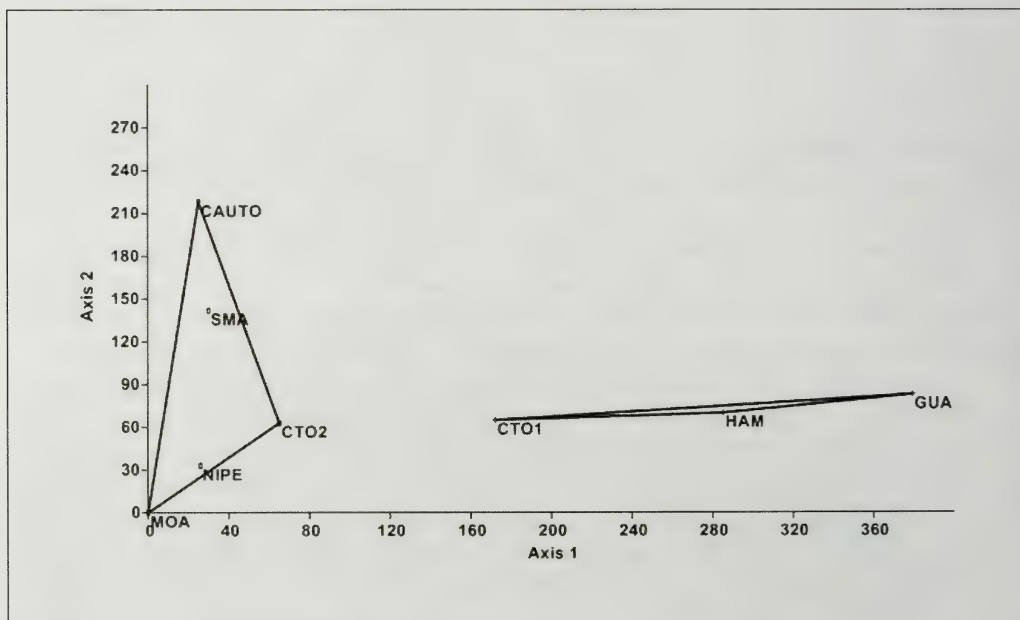


Figura 2.- Ordenamiento espacial de los sistemas biogeográficos según géneros compartidos. Varianza acumulada en los tres primeros componentes: 73,3%. Guaniguanico (GUA), Habana-matanzas (HAM), Centro-Occidental (CTO1), Centro-Oriental (CTO2), Sierra Maestra (SMA). Polígonos representan grupos definidos por Convexos de Hull (polígono de superficie mínima que contiene a dichos grupos).

la escasa similitud estructural de los sistemas occidentales, tanto entre sí, como con el resto de los sistemas biogeográficos. Este patrón indica que la intensidad de los procesos locales de especiación, así como los géneros involucrados, han tenido una característica más exclusiva en estos últimos sistemas.

En el análisis de co-ocurrencia de géneros entre los sistemas, el índice C-score observado resultó mayor que el simulado de manera muy significativa (Tabla 4). Lo anterior indica que los géneros co-ocurren menos que lo esperado por azar, lo cual puede ser una consecuencia de diferencias, tanto históricas como ecológicas, que determinan una distribución segregada entre sistemas. Por su parte, el índice de Radio-varianza resultó mayor que 1, y superior al índice de la media de los valores simulados. Estos resultados señalan que la presencia de los géneros entre sistemas no es equiprobable. De igual modo, indican que la composición genérica varía de manera notable entre sistemas y ofrecen una medida de la elevada heterogeneidad del paisaje malacológico cubano. El patrón de co-ocurrencia de los pares de especies endémicas compartidas entre sistemas mostró el mismo patrón. Como es posible observar, la co-ocurrencia entre especies se concentra entre sistemas colindantes (Apéndice 2).

Relaciones de alfa, beta y gamma diversidad

Las relaciones globales de reemplazo o complementariedad entre sistemas biogeográficos (Tabla 5) resultan elevadas (promedio global: 72,8 %). Los sistemas con mayor reemplazo promedio resultaron el conjunto de sistemas occidentales, el centro occidental y Moa-Maisí. Guaniguanico representó el sistema más "aislado" (85,1 % de complementariedad promedio), lo cual es de esperar, dado que también resultó el sistema con idiosincrasia mayor. El sistema de menor reemplazo (también el de menor idiosincrasia) fue Sierra Maestra (66,0 %). Lo anterior significa que la composición taxonómica de Guaniguanico se encuentra más concentrada en el propio sistema, mientras que la de Sierra Maestra está más repartida.

La menor complementariedad de Guaniguanico fue con Habana-Matanzas, mientras que la de este sistema resultó algo menor con el sistema Centro-Occidental. Los dos sistemas centrales son menos complementarios entre sí, que respecto a cualquier otro sistema. En la región oriental, los pares de sistemas con menor reemplazo fueron Cauto-Sierra Maestra y Nipe-Cristal-Moa-Maisí. La conclusión obvia es que la menor complementariedad o reemplazo taxonómico está relacionado con la cercanía geográfica entre sistemas.

El reemplazo de especies compartidas resultó superior de manera global a la complementariedad genérica (86,4%). En este caso, el sistema Centro-Oriental se comporta como límite del reparto de especies entre la región occidental y la oriental.

Entre regiones biogeográficas, el mayor reemplazo genérico ocurre entre occidente y oriente (86,6%), mientras que el menor reemplazo se manifiesta entre la región central y la oriental (72,7 %). Entre la occidental y la central el complemento de géneros es 79,4 %.

El aporte de la diversidad alfa de géneros a la diversidad gamma o nacional (77 géneros endémicos) es de 27,5%, mientras que la contribución de la diversidad beta a la diversidad gamma es 72,5%. Como es de esperar, el aporte de la diversidad beta a la diversidad gamma de las especies de estos géneros (729) resultó mayor, con 86,4%, mientras que la contribución de la diversidad alfa promedio a gamma es 13,6%. La interpretación de estas cifras señala que la acumulación de taxones en los sistemas resulta una consecuencia básica del endemismo local, y no al efecto acumulativo de taxones con amplia distribución.

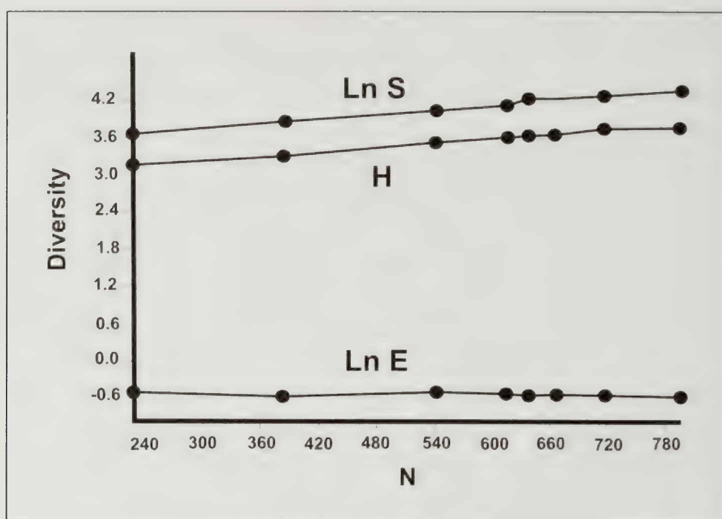


Figura 3.- Curvas del análisis SHE. Los nodos en las curvas se corresponden, de izquierda a derecha, a los siguientes sistemas biogeográficos: Guaniguanico, Habana-Matanzas, Centro-Occidental, Centro-Oriental, Cauto, Sierra Maestra, Nipe-Cristal, Moa-Maisí. Riqueza en especies (S), diversidad (H), equitatividad (E).

La heterogeneidad del paisaje malacológico cubano se caracteriza por algunas transiciones espaciales evidentes, según se observa en el análisis SHE (Fig. 3). El gráfico muestra que las curvas de las variables S y H tienden a ascender, mientras que la curva de la variable E se mantiene con muy poca variación. Este comportamiento indica una adecuación de los datos a un modelo distribucional de vara quebrada (MAGURRAN [26]). Ello significa que la distribución espacial de los géneros y su intensidad de especiación reflejan un patrón aleatorio.

De manera específica, se aprecia un cambio en las distancias de las pendientes entre el tercer y cuarto nodo, correspondientes a los sistemas Centro-Occidental y al sistema Centro-Oriental, respectivamente. Con posterioridad, ocurre otro cambio, aunque de menor magnitud, entre los nodos séptimo y octavo, correspondientes al sistema Moa-Maisí respecto al resto de los sistemas orientales.

Estos espacios de cambio se traducen, en la dirección centro-occidente hacia la región oriental, en la disminución, tanto de la riqueza global de géneros y especies, como del endemismo local. De igual modo, marca una transición de áreas ricas en carso a otras áreas más pobres en este tipo de formación rocosa. En la transición Moa-Maisí ocurre lo contrario, al ocurrir un incremento en diversidad taxonómica hacia una región más rica en carso.

Componentes bióticos y nodos biogeográficos.

Se distinguen los siguientes trazos generalizados o componentes bióticos principales entre los géneros endémicos (Fig. 4):

I. Nacional.
II. Cuasinacional (excepto Guaniguanico).
III. Guaniguanico-Habana-Matanzas.
IV. Habana-Matanzas-Centro Occidental.

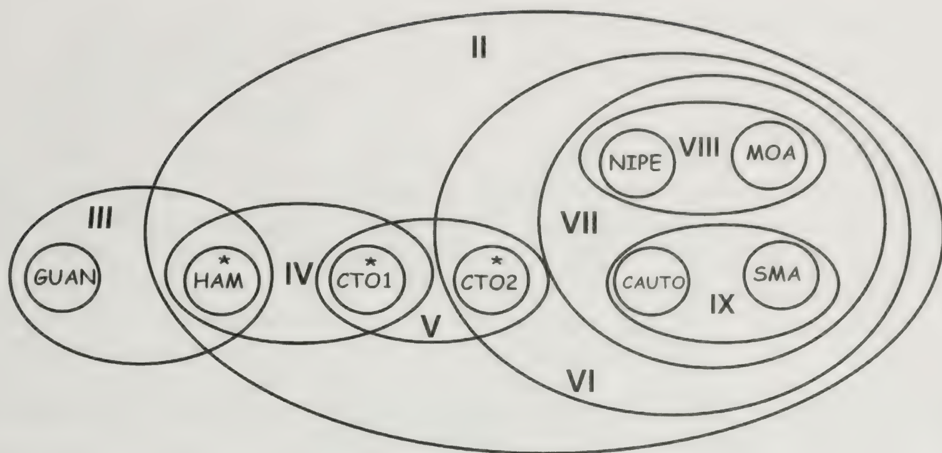


Figura 4.- Representación esquemática de los componentes bióticos genéricos entre sistemas biogeográficos. La representación del componente I (nacional) se encuentra obviada. II. Cuasinacional. III. Guaniguanico-Habana-Matanzas. IV. Habana-Matanzas-Centro Occidental. V. Central VI. Centro-Oriental-Oriental. VII. Montañas orientales. VIII. Nipe-Cristal-Moa-Maisí. IX. Cauto-Sierra Maestra. Nodos biogeográficos representados con (*).

V. Central.
VI. Centro-Oriental-Oriental.
VII. Montañas orientales.
VIII. Nipe-Cristal-Moa-Maisí.
IX. Cauto-Sierra Maestra

El sistema Habana-Matanzas y los dos sistemas centrales constituyen nodos biogeográficos. El nodo Habana-Matanzas delimita trayectorias espaciales entre Guaniguanico, el sistema Centro-Occidental y el trazo cuasinacional. El nodo Centro-Occidental representa la confluencia entre la región occidental y la central, mientras que el nodo Centro-Oriental es un espacio de conectividad entre el centro y el oriente del archipiélago. El sistema Habana-Matanzas también resultó el más conectado, al estar involucrado en el mayor número de componentes bióticos. Ello significa que dicho territorio es muy complejo desde el punto de vista biogeográfico, al representar un área donde la evolución espacio-temporal de los moluscos ha sido más entramada.

GREHAN [14] enfatizó que los nodos representan puntos de elevada conectividad y límites biogeográficos que identifican áreas de origen compuesto (GREHAN [15]), lo cual se cumplimenta en la configuración observada.

Los componentes bióticos principales entre especies compartidas (Fig. 5, Apéndice 4) fueron los siguientes:

I. Guaniguanico-Habana-Matanzas.
II. Guaniguanico-Habana-Matanzas-Centro-Occidental.
III. Habana-Matanzas-Centro-Occidental.
IV. Centro-Oriental-Nipe-Cristal.

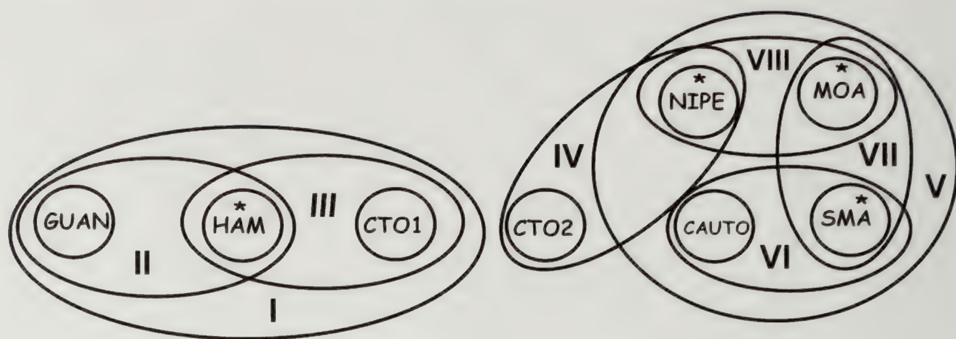


Figura 5.- Representación esquemática de los componentes bióticos de especies compartidas entre sistemas biogeográficos. Nodos biogeográficos representados con (*).

V. Oriental (constituido por los cuatro sistemas orientales).
VI. Cauto-Sierra Maestra.
VII. Sierra Maestra-Moa-Maisí.
VIII. Nipe-Cristal-Moa-Maisí.

Los componentes de estas especies se encuentran, en sentido general, más restringidos espacialmente que los componentes genéricos. De este modo, resalta la ausencia de componentes nacionales, cuasinacionales o centrales. A semejanza de la configuración de los componentes genéricos, el sistema Centro-Oriental resultó más conectado con la región oriental y el componente Habana-Matanzas retuvo su condición de nodo (entre Guaniguanico y centro occidente). Por otra parte, los tres macizos montañosos orientales resultaron nodos biogeográficos. Este patrón señala que los sistemas orientales se encuentran más conectados a nivel de especie que los occidentales y los centrales.

Desde la perspectiva panbiogeográfica, la estructuración de componentes bióticos resulta una consecuencia de la fragmentación congruente de distribuciones ancestrales ocasionada por eventos geológicos o climáticos (ROSAS-VALDÉS & PÉREZ-PONCE DE LEÓN [36]). Sin embargo, en la formación de patrones espaciales también intervienen eventos de expansión-contracción, que pueden devenir en historias reticuladas y distribuciones en mosaicos. Este tipo de configuración es denominado "ciclo del taxón" (RICKLEFS & BERMINGHAM [35]) o "pulsos de taxones" (HOBERG & BROOKS [22]), estimulados por eventos diferentes de origen geológico, climático y/o biológico. Por consiguiente, el orden de numeración en los componentes determinados no refleja, necesariamente, secuencias ordenadas de eventos biogeográficos.

La evolución paleogeográfica del archipiélago cubano se ha caracterizado por eventos recurrentes de aislamiento, fragmentación y acreción de territorios. Basado en ITURRALDE-VINENT [21], es posible distinguir los siguientes eventos fundamentales de dicha evolución (Eoceno Medio-Pleistoceno):

I. Archipiélagos primigenios, constituidos por:
1. Región occidental (en parte) e isla de Pinos.
2. Islotes Habana-Matanzas.

3. Archipiélago Central (con dos subconjuntos: central-occidental y central-oriental). De manera colectiva, este archipiélago se extendía entre los islotes de la Habana-Matanzas y las actuales alturas de Maniabón.

4. Archipiélago Oriental.

En el entorno Eoceno-Oligoceno, se mantuvieron aislados el archipiélago occidental-isla de Pinos y los islotes Habana-Matanzas, a la vez que se producía una conexión espacial entre el centro y el oriente. Con posterioridad, ocurrió fragmentación de los territorios centrales entre sí y respecto a la región oriental. A través del Plioceno-Pleistoceno, se produjo un aislamiento relativo de los macizos orientales del norte con relación a la Sierra Maestra.Durante el Pleistoceno Superior, ocurrió separación entre los macizos de Nipe-Cristal y Moa-Baracoa.

Los eventos generales mencionados, resultan congruentes con la riqueza y el endemismo local en Guaniguanico, debido al prolongado aislamiento de esta región. Por supuesto, otro factor influyente es la riqueza de la zona en sustratos carbonatados. Otro patrón congruente es el límite del componente Cuasinacional, cuyos géneros se distribuyen desde Habana-Matanzas hasta la región oriental, pero se encuentran ausentes en Guaniguanico (Apéndices 1,3). La mayor relación del sistema centro-oriental con la región oriental y el endemismo local elevado en ambos sistemas centrales resultan, asimismo, congruentes con la evolución paleogeográfica general esbozada. Los patrones de endemismo de la flora cubana resultan también congruentes con este modelo de evolución paleogeográfica, según se infiere de (BORHIDI [2]).

No es posible seguir la secuencia precisa de los eventos biogeográficos de un patrón entramado ("pulso de taxón"), donde algunos de los procesos fundamentales pueden ocurrir de manera paralela. No obstante, sobre la base de la composición de los componentes bióticos principales y de los taxones compartidos entre sistemas, es posible inferir los principales eventos vicariantes de la siguiente manera:

1. Centro Occidental-Centro Oriental.
2. Habana-Matanzas-Centro-Occidental.
3. Centro-Oriental-Región Oriental.
4. Sistemas del norte oriental-Sierra Maestra-Cauto.
5. Entre todos los sistemas orientales.
6. Guaniguanico-Habana-Matanzas (Fig. 6).

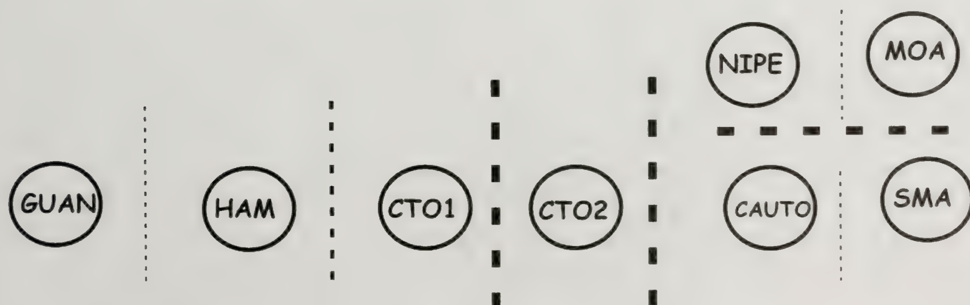


Figura 6.- Representación esquemática de posibles eventos vicariantes entre sistemas biogeográficos. Grosor mayor de las líneas indica una mayor antigüedad probable de dichos eventos.

La conectividad intensa entre Guaniguanico-Habana-Matanzas, pudiera corresponder a eventos de expansión, posteriores al establecimiento y/o diversificación en este último territorio de géneros cuasinacionales, combinado con eventos vicariantes recientes en términos paleogeográficos. Este patrón sería congruente con el modelo de pulsos de taxones. Llama la atención que 52% de las especies compartidas entre sistemas pertenecen a los seis géneros de distribución nacional y a dos géneros de distribución cuasinacional; es decir, son parte de géneros con más probabilidades de haberse involucrado, tanto en eventos de vicarianza como de expansión, a lo largo de la historia espacial del grupo.

Chondrothyra y *Liocallonia* exhiben su centro de diversificación en Guaniguanico. El primer género tiene dos especies y el segundo una especie, respectivamente, endémicas de Habana-Matanzas, pero restringidas al occidente del territorio. Por el contrario, *Gongylostoma* tiene su centro de diversificación en Habana-Matanzas, con una especie endémica en el extremo oriental de Guaniguanico. Estos ejemplos parecen coherentes con un evento primario de expansión seguido por vicarianza.

Como ejemplos de expansión hacia Habana-Matanzas, pudieran considerarse a *Farcimen gundlachi, Emoda submarginata, Rectoleacina suturalis, Zachrysia auricoma, Jeanneretia bicincta, y Ustronia sloani.* Estas especies pertenecen a géneros más ricos en especies en Guaniguanico y se encuentran limitadas al extremo oriental del macizo (Sierra del Rosario-Pan de Guajaibón). Por el contrario, la distribución de *Rhytidopoma wrigthianum* sugiere expansión, tanto hacia Guaniguanico, como hacia el sistema Centro-Occidental, al ser la única especie del género compartida con otros sistemas.

En otros sistemas, los géneros siguientes muestran una distribución vicariante evidente: *Aguayotudora, Annularisca, Gutierrezum, Acrocoptis, Gongylostoma, Sagracoptis, Heterocoptis, Cryptelasmus, Carcinostemma* y *Planostemma* (Apéndice 1). La distribución de *Centralia obliqua*, aparenta corresponder con un evento de expansión desde el sistema Centro Occidental hacia el Centro Oriental, *Juannularia arguta*, desde Cauto a Sierra Maestra y *Spiroceramus amplus* desde el sistema Centro Oriental hacia Cauto y Sierra Maestra (Apéndice 2).

Según HALFFTER & MORENO [18], en las regiones donde predomina el componente beta se hace necesaria una nueva estrategia de conservación que tome en cuenta las relaciones de complementariedad y conectividad entre las áreas. Los resultados obtenidos enfatizan la condición mencionada, patente no sólo en los elevados niveles de reemplazo, sino en la escasa co-ocurrencia y la estructura evidente de conectividad en forma de componentes bióticos y nodos biogeográficos.

El patrón general del endemismo genérico puede describirse como un dualidad entre territorios discretos (sistemas biogeográficos) y entramados de conectividad (componentes bióticos y nodos), relacionados todos a través de una historia compleja (reticulada) de eventos de fragmentación y expansión. Un análisis posterior a nivel de endemismo especifico total —con la contribución de todos los géneros, endémicos o no— permitirá profundizar en las peculiaridades de este entramado evolutivo-espacial y en las relaciones entre áreas endemismos, de mayor exclusividad espacial que los sistemas biogeográficos.

4. BIBLIOGRAFÍA

[1] ACEVEDO, M. 1989. Regionalización geomorfológica. En: *Relieve. Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. G. Oliva (Ed.). Inst. Geografía. Academia de Ciencias de Cuba. Sección IV-4, pp: 3.

[2] BORHIDI, A. 1996. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Hungary. Akadémiai Kiadó, Budapest. 870 pp.
[3] CAPRA, F. 1996. *The web of life*. Anchor Books, NY.
[4] CAPRA F. 2002. *The hidden connections. A science for sustainable living*. Harper Collins Publishers.
[5] CRAW, R.C., J. R. GREHAN & M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography. Tracking the history of life*. Oxford University Press.
[6] DEO, A. J. & R. DESALLE. 2006. Nested areas of endemism analysis. *J. Biogr.*, 33: 1511-1526.
[7] ESPINOSA, J., J. ORTEA & A. VALDÉS. 1994. Clasificación taxonómica y endemismos de los moluscos terrestres de Cuba. *Avicennia*, 1: 111-124.
[8] ESPINOSA, J. & J. ORTEA. 1999. Moluscos terrestres de Cuba. *Avicennia*, Sup. 2, 137 pp.
[9] ESPINOSA, J. & J. ORTEA. 2009. *Moluscos terrestres de Cuba*. UPC Print, Vasa, Finlandia.
[10] FONTENLA, J. L. 2005. Relaciones biogeográficas de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de las Antillas. En: *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*, pp: 179-184 (J. J. Morrone y J. llorente Eds). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
[11] FONTENLA, J. L. & A. LÓPEZ. 2007. *Archipiélago cubano. Biogeografía histórica y complejidad*. Edit. CubaLibri.659 pp.
[12] GONZÁLEZ, J. A., A. A. DE LA FUENTE, L. HERNÁNDEZ, D. BUZO & C. BONACHE. 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33: 31-45.
[13] GOTELLI, N. J. & W. ULRICH. 2011. Statistical challenges in null model analysis. *Oikos*, doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x
[14] GREHAN, J. R. 2000. Panbiogeografía 1981-2000: desarrollo de una síntesis tierra/vida. *Anartia*, 10: 1-41.
[15] GREHAN, J. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. EDS (J. Llorente y J. Morrone) Facultad de ciencias, UNAM, México, DF. Pp: 197-212.
[16] HALFFTER, G. 2000. Medir la biodiversidad. En: *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad biológica en Iberoamérica*. Pribes 2000. Pp. 11-18.
[17] HALFFTER, G. 2003. Sobre diversidad biológica: una presentación, dos conferencias y un apéndice. *BOL.S.E.A.*, 33: 1-17.
[18] HALFFTER, G. & C. E. MORENO. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. pp: 5-18. En: G. Halffter, J. Soberon, P. Koleff, A. Melic (eds) *Sobre diversidad biológica. El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Monografías Tercer Milenio. Vol. 4. SEA. Zaragoza.
[19] HEADS, M. 2004. What is a node?. *J. Biogeogr.*, 31: 1883-1991.
[20] HEADS, M. 2005. The history and philosophy of panbiogeography. En: *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines.*, pp: 179-184. (J. J. Morrone y J. Llorente Eds). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
[21] ITURRALDE-VINENT, M. 2005. La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, Cuba. 25-26: 49-78.

[22] HOBERG, E. P. & D. R. BROOKS. 2010. Beyond vicariance: integrating taxon pulses, ecological fitting, and oscillation in evolution and historical biogeography.*En: Biogeography of host-parasites interactions.* Oxford University Press. (Eds: S. Morand y B. R. Krasnov) pp: 7-20.
[23] LINDER, H. P. 2002. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Syst Biol.*, 50: 892-912.
[24] LLORENTE, J., N. PAPAVERO & A. BUENO. 2001. Síntesis histórica de la biogeografía. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.* EDS (J. Llorente y J. Morrone) Facultad de ciencias, UNAM, México, DF. Pp: 1-14.
[25] LUNA, I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 217-241.
[26] MAGURRAN, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity.* Ed. Blackwell Publishing, USA, 248 pp.
[27] MORENO, C. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad.* Manuales y tesis SEA. Vol. 1. Zaragoza., 86 pp.
[28] MORRONE, J. J. 2004a. *Homología biogeográfica. Las coordenadas espaciales de la vida.* Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 217 pp.
[29] MORRONE, J. J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología.* 48. 149-162.
[30] MORRONE, J. J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. *J. Biogeogr.*, 32: 1281-1286.
[31] MORRONE, J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 80: 509-520.
[32] NIHEI, S. S. 2008. Misconceptions about parsimony analysis of endemicity. Journal of Biogeography 33: 2099-2106.
[33] NUÑEZ, A., N. VIÑA & A. GRAÑA. 1989. Carsología. En: *Carso. Nuevo Atlas Nacional de Cuba.* G. Oliva (Ed.). Inst. Geografía. Academia de Ciencias de Cuba. Sección V. pp: 2-3.
[34] RAPOPORT, E. H. & J. A. MONJEAU. 2001. Aerografía. En: *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines.*, pp: 39-48. (J. J. Morrone y J. Llorente Eds). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
[35] RICKLEFS, R. E. & E. BERMINGHAM. 2002. The concept of taxon cycle in biogeography. *Global Ecology & Biogeography.* **11**. 353-361.
[36] ROSAS-VALDEZ, R & G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 2008. Composición taxonómica de los helmintos parásitos de ictalúridos y heptaptéridos (Osteichthyes: Siluriformes) de México, con una hipótesis de homología biogeográfica primaria. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 473- 499.
[37] SIGRIST, M. S. & C. J. B. CARLVAHO. 2009. Historical relationships among areas of endemism in the tropical South America using Brooks Parsimony Analysis (BPA). *Biota Neotrop.* Oct/Dec. 2009 vol. 9.
[38] VERMEIJ, G. J. 2005. From phenomenology to first principles: toward a theory of diversity. *Proc. California. Acad. Sci.*, Supplement 1: 12-23.
[39] VILORIA, A. L. 2005. Las mariposas y la regionalización biogeográfica de Venezuela. En: *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines.*, pp: 441-459. (J. J. Morrone y J. Llorente Eds). Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Apéndice 1.- Listado de géneros endémicos de Cuba y número de especies por sistema biogeográfico. Guaniguanico (GUA), Alturas de la Habana y Matanzas (HAM), Centro-Occidental (CTO1), Centro-Oriental (CTO2), Cauto, Sierra Maestra (SMA), Nipe-Cristal (Nipe), Moa-Maisí (Moa).

GÉNEROS	GUA	HAM	CTO1	CTO2	CAUTO	SMA	NIPE	MOA	TOTAL
Prosobranchia									
Emoda	2	1	3	2	3	1	6	3	14
Annularops	9	0	0	0	0	0	0	0	9
Viana	3	0	0	0	0	0	0	0	3
Blaesospira	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Guajaibona	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Juannularia	0	0	0	0	2	1	0	0	2
Xenopomoides	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Xenopoma	0	0	0	0	0	0	4	1	5
Glyptemoda	0	0	0	0	1	1	0	0	1
Ustronia	2	1	0	0	0	0	0	0	2
Farcimen	10	3	14	4	2	2	1	2	32
Aguayotudora	0	1	1	11	0	0	0	0	13
Cubadamsiella	0	0	5	0	0	0	0	0	5
Condrothyrium	0	0	7	0	0	0	0	0	7
Annularodes	0	0	8	0	0	0	0	0	8
Rhytidothyra	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Annularita	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Chondropomartes	0	3	0	0	0	0	0	0	3
Chondropometes	11	0	0	0	0	0	0	0	11
Dallsiphoma	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Eutudora	0	9	8	0	0	0	0	0	16
Semitrocatella	5	2	1	0	0	0	0	0	5
Tudorina	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Ramsdenia	9	0	1	5	1	2	5	8	26
Turrithyra	12	0	0	0	0	0	0	0	12
Rhytidopoma	1	15	1	0	0	0	0	0	15
Annularisca	0	0	0	5	0	2	5	28	39
Chondrothyra	31	2	0	0	0	0	0	0	33
Gutierrezum	0	0	0	0	3	4	0	0	6
Pulmonata									
Acrocoptis	0	0	5	1	0	0	0	0	6
Carcinostemma	0	0	0	0	0	0	1	1	2
Amphistemma	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Arangia	0	0	0	0	0	0	0	7	7
Centralia	0	0	19	1	0	0	0	0	19
Badiofaux	9	0	0	0	0	0	0	0	9
Bialasmus	3	0	0	0	0	0	0	0	3
Callocoptis	4	0	0	0	0	0	0	0	4
Callonia	5	0	0	0	0	0	0	0	5
Capillacea	3	0	0	0	0	0	0	0	3
Geminicotis	2	0	0	0	0	0	0	0	2

Continúa en la página siguiente ⟶

GÉNEROS	GUA	HAM	CTO1	CTO2	CAUTO	SMA	NIPE	MOA	TOTAL
Pulmonata									
Gongylostoma	1	14	0	0	0	0	0	0	15
Idiostemma	0	0	0	0	1	1	1	2	4
Liocallonia	35	2	0	0	0	0	0	0	36
Pfeiffericoptis	3	9	0	0	0	0	0	0	12
Planostemma	0	0	0	0	0	0	2	2	4
Pleurostemma	0	0	0	0	0	1	1	2	3
Sagracoptis	1	4	0	0	0	0	0	0	5
Steatocoptis	0	0	0	1	2	0	0	0	3
Spiroceramus	0	0	0	4	1	1	0	0	5
Tetrentodon	0	65	6	5	0	0	1	0	77
Heterocoptis	0	0	10	11	0	0	0	0	21
Torrecoptis	0	1	46	14	0	0	3	1	64
Cryptelasmus	0	1	2	0	0	0	0	0	3
Rectoleacina	3	1	0	0	0	0	0	0	3
Septipellis	1	1	0	0	0	0	0	0	1
Coryda	0	0	0	0	3	4	5	3	7
Cysticopsis	2	2	2	1	1	2	2	2	8
Eurycampta	3	2	1	0	0	1	0	1	6
Jeanneretia	9	1	0	0	0	0	0	0	9
Polymita	0	0	0	1	0	2	3	3	6
Gongylostomella	0	1	9	1	0	1	5	3	19
Zachrysia	3	1	4	2	4	2	6	6	19
Levistemma	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Nesocoptis	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Nodulia	7	0	0	0	0	0	0	0	7
Organocoptis	10	0	0	0	0	0	0	0	10
Paracallonia	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Poecilicoptis	8	0	0	0	0	0	0	0	8
Poeycoptis	0	4	0	0	0	0	0	0	4
Pycnoptychia	0	10	0	0	0	0	0	0	10
Septilumen	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Teneria	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Tenuistemma	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Uncinicoptis	8	0	0	0	0	0	0	0	8
Trillamelaxis	0	0	6	0	0	0	0	0	6
Cupullela	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Johaniceramus	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	226	156	160	71	24	28	51	80	

Apéndice 2.- Listado de especies compartidas entre sistemas biogeográfico. Guaniguanico (GUA), Alturas de la Habana y Matanzas (HAM), Centro-Occidental (CTO1), Centro-Oriental (CTO2), Cauto, Sierra Maestra (SMA), Nipe-Cristal (Nipe), Moa-Maisí (Moa).

ESPECIES	GUA	HAM	CI	C2	CAUTO	SMA	NIPE	MOA
Rhytidopoma wrigthianum	1	1	0	0	0	0	0	0
Semitrochatella babei	1	1	0	0	0	0	0	0
Semitrocatella conica	1	1	1	0	0	0	0	0
Ustronia sloanii	1	1	0	0	0	0	0	0
Farcimen gundlachi	1	1	0	0	0	0	0	0
Farcimen auriculatum	0	1	1	0	0	0	0	0
Farcimen camagueyanum	0	0	1	1	0	0	0	0
Farcimen pseudotortum	0	0	0	0	1	1	0	0
Farcimen ungula	0	0	0	0	1	1	1	1
Chondrothyra ottonis	1	1	0	0	0	0	0	0
Liocallonia patruelis	1	1	0	0	0	0	0	0
Emoda mayarina	0	0	0	0	1	0	1	0
Emoda ciliata	0	0	1	0	1	0	0	0
Emoda submarginata	1	1	1	0	0	0	0	0
Emoda pulcherrima	0	0	0	0	1	1	1	1
Emoda siliacea	0	0	0	0	0	0	1	1
Jeanneretia bicincta	1	1	0	0	0	0	0	0
Septipellis stigmatica	1	1	0	0	0	0	0	0
Gliptemoda torrei	0	0	0	0	1	1	0	0
Juannularia arguta	0	0	0	0	1	1	0	0
Ramsdenia garciana	0	0	0	1	0	0	1	0
Ramsdenia nobilitata	0	0	0	0	0	1	1	1
Ramsdenia notata	0	0	0	1	0	0	1	0
Rhytidopoma clathratum	0	1	1	0	0	0	0	0
Rectoleacina suturalis	1	1	0	0	0	0	0	0
Annularisca holguinensis	0	0	0	1	0	0	1	0
Annularisca wrihti	0	0	0	0	0	1	0	1
Annularisca pseudalata	0	0	0	0	1	0	0	1
Eutudora limbifera	0	1	1	0	0	0	0	0
Gutierrezium gutierrezi	0	0	0	0	1	1	0	0
Centralia obliqua	0	0	1	1	0	0	0	0
Gongylostomella hilleri	0	0	0	0	0	0	1	1
Gongylostomella strigis	0	0	0	0	0	0	1	1
Idiostemma interrupta	0	0	0	0	1	1	0	0
Pleurostemma intusmalleata	0	0	0	0	0	1	0	1
Spiroceramus amplus	0	0	0	1	1	1	0	0
Torrecoptis mercedesensis	0	0	0	0	0	0	1	1
Zachrysia guantanamensis	0	0	0	0	0	0	1	1
Zachrysia baracoensis	0	0	0	0	0	0	1	1
Zachrysia bayamensis	0	0	0	0	1	1	0	0
Zachrysia emarginata	0	0	0	0	1	0	1	1
Zachrysia gundlachiana	0	0	0	1	0	0	1	0

Continúa en la página siguiente ⟶

ESPECIES	GUA	HAM	CI	C2	CAUTO	SMA	NIPE	MOA
Zachrysia lamellicosta	0	0	0	0	1	0	1	0
Zachrysia provisoria	0	0	0	0	1	0	0	1
Zachrysia auricoma	1	1	1	1	0	0	0	0
Coryda alauda	0	0	0	0	1	1	1	1
Coryda bartlettiana	0	0	0	0	1	1	0	0
Coryda lindoni	0	0	0	0	1	1	1	0
Coryda melanocephala	0	0	0	0	0	0	1	1
Coryda ovumreguli	0	0	0	0	0	1	0	1
Cysticopsis cubensis	1	1	1	0	0	0	0	0
Cysticopsis exauberi	0	1	1	0	0	0	0	0
Cysticopsis pemphigodes	0	0	0	0	1	1	1	1
Cysticopsis letranensis	1	0	1	0	0	0	0	0
Eurycampta supertexta	0	1	1	0	0	0	0	0
Eurycampta exdeflexa	0	0	0	0	0	1	0	1
Eurycampta bonplandi	1	1	0	0	0	0	0	0
Polymita muscarum	0	0	0	1	0	0	1	0
Polymita venusta	0	0	0	0	1	1	1	0
Polymita versicolor	0	0	0	0	0	1	0	1
	15	**19**	**13**	**10**	**19**	**19**	**22**	**20**

Apéndice 3.- Composición de los componentes bióticos principales o trazos generalizados de los géneros endémicos de Cuba.

I. Nacional: *Farcimen, Emoda, Cysticopsis, Eurycampta, Ramsdenia, Zachrysia.*
II. Cuasinacional: *Tetrentodon, Torrecoptis, Gongylostomella.*
III. Guaniguanico-Habana-Matanzas: *Ustronia, Chondrothyra, Gongylostoma, Liocallonia, Pfeiffericoptis, Sagracoptis, Rectoleacina, Septipellis, Jeanneretia.*
IV. Habana-Matanzas-Centro Occidental: *Aguayotudora, Eutudora, Cryptelasmus.*
V. Central: *Acrocoptis, Centralia, Heterocoptis.*
VI. Centro Oriental-Oriental: *Annularisca, Steatocoptis, Spiroceramus, Polymita.*
VII. Montañas orientales: *Idiostemma, Pleurostemma, Coryda.*
VIII. Cauto-Sierra Maestra: *Juannularia, Glyptemoda, Gutierrezum.*
IX. Nipe-Cristal-Moa-Maisí: *Xenopoma, Carcinostemma, Planostemma.*

Apéndice 4.- Composición de los componentes bióticos o trazos generalizados de especies compartidas entre sistemas.

I. Guaniguanico-Habana-Matanzas: *Farcimen gundlachi, Rhytidopoma wrigthianum, Semitrocatella babei, Ustronia sloani, Chondrothyra ottonis, Liocallonia patruelis, Jeanneretia bicincta, Septipellis stigmatica, Rectoleacina suturalis, Eurycampta bonplandi.*

II. Guaniguanico-Habana-Matanzas-Centro-Occidental: *Emoda submarginata, Semitrocatella conica, Zachrysia auricoma, Cysticopsis cubensis.*

III. Habana-Matanzas-Centro-Occidental: Farcimen auriculatum, *Rhytidopoma clathratum, Eutudora limbifera, Cysticopsis exauberi, Eurycampta supertexta.*

IV. Centro Oriental-Nipe-Cristal: *Ramsdenia garciana, Ramsdenia notata, Annularisca holguinensis, Zachrysia gundlachiana, Polymita muscarum.*

V. Región Oriental: *Farcimen ungula, Emoda pulcherrima, Ramsdenia nobilitata, Zachrysia emarginata , Coryda alauda, Coryda lindoni, Cysticopsis pemphigodes, Polymita venusta.*

VI. Cauto-Sierra Maestra: *Farcimen pseudotortum, Gliptemoda torrei, Gutierrezium gutierrezi, Idiostemma interrupta, Zachrysia baya Coryda bartlettiana.*

VII. Sierra Maestra-Moa-Maisí: *Annularisca wrihti, Pleurostemma intusmalleata, Coryda ovumreguli, Eurycampta exdeflexa, Polymita versicolor.*

VIII. Nipe-Cristal-Moa-Maisí. *Emoda siliacea, Gongylostomella hilleri, Gongylostomella strigis, Torrecoptis mercedesensis, Zachrysia guantanamensis, Zachrysia baracoensis, Coryda melanocephala.*

Tabla 1.- Indicadores de riqueza y diversidad alfa entre sistemas biogeográficos. Guaniguanico (GUA), Alturas de la Habana y Matanzas (HAM), Centro-Occidental (CTO1), Centro-Oriental (CTO2), Cauto, Sierra Maestra (SMA), Nipe-Cristal (Nipe), Moa-Maisí (Moa). GET: número total de géneros endémicos. GEL: número de géneros endémicos locales. ST: número total de especies. SL: número de especies endémicas locales. I_A: índice de amplitud. B-P: índice de Berger-Parker.

Sistemas	**GET**	**GEL**	**ST**	**SL**	**I_A**	**B-P (%)**
GUAN	39	22	226	211	2,1	15,5
HAM	25	3	156	137	2,0	41,7
CTO1	22	4	160	146	3,7	28,7
CTO2	18	2	71	61	4,3	19,7
CAUTO	11	0	24	4	4,5	16,7
SMA	16	0	28	9	4,8	14,3
NIPE	16	0	51	29	4,8	11,8
MOA	22	6	80	60	3,9	35,0

Tabla 2.- Valores de estimadores de riqueza de especies/géneros.

Estimadores	Chao 2	Jackknife1	Jacknife 2	Bootstrap
Valor neto	104,9	110,3	125,1	92,3
Valor remuestreado	97,6	80,1	85,8	70,7

Tabla 3.- Valores del índice de diversificación taxonómica (%) entre sistemas biogeográficos.

	GUAN	HAM	CTO1	CTO2	CAUTO	SMA	NIPE	MOA
GUAN	—	28,6	9,2	7,5	8,7	8,7	9,1	9,2
HAM		—	17,9	10,2	11,5	6,5	30,0	7,4
CTO1			—	60,9	11,1	14,4	36,1	27,8
CTO2				—	22,3	26,8	44,8	30,1
CAUTO					—	70,1	37,2	24,9
SMA						—	62,4	60,7
NIPE							—	78,6

Tabla 4.- Índices C-Score y Radio-varianza para géneros (g) y especies endémicas (s) compartidos entre sistemas biogeográficos.

Co-ocurrencia	**C-Score (g)**	**Radio-V (g)**	**C-Score (s)**	**Radio-V (s)**
Índice Observado	1,614	5,335	2,657	0,971
Promedio simulado	1,384	1,003	2,456	1,742
P (observada <= esperada)	1,000	1,000	1,000	0,176
P (observada >= esperada)	0,000	0,000	0,000	0,832
Índice observado < simulado	0	0	0	4120
Índice observado = simulado	0	0	0	42
Índice observado > simulado	5000	5000	5000	838

Tabla 5.- Valores de reemplazo o complementariedad (%) entre sistemas. Cifras entre paréntesis indican reemplazo promedio genérico. Cifras por encima de la diagonal corresponden al reemplazo entre géneros. Cifras por debajo de la diagonal corresponden al reemplazo entre especies endémicas compartidas.

	GUAN (85,1)	HAM (77,3)	CTO1 (73,0)	CTO2 (71,8)	CAUTO (71,8)	SMA (66,0)	NIPE (68,4)	MOA (72,7)
GUAN	—	66,7	84,9	90,4	89,4	85,4	90,0	89.1
HAM	30,0	—	61,8	77,1	90,9	82,8	79,4	82,5
CTO1	79,2	62,5	—	57,1	88,6	77,4	73,3	77,8
CTO2	95,8	96,4	85,7	—	69,6	69,2	64,0	75,0
CAUTO	100	100	93,7	96,5	—	35,3	60,0	78,6
SMA	100	100	100	96,4	55,6	—	47,6	64,3
NIPE	100	100	100	81,5	76,5	79,4	—	41,7
MOA	100	100	100	100	69,6	65,5	55,2	—